臺灣總督府

中央研究所農業部彙報

第九十四號

果實蠅の生育に及ぼす低溫の影響に關する研究

第三報

瓜實蠅の蛹、卵及幼蟲の發育速度、發育限界溫度及發育好適溫度に就て

臺灣總督府中央研究所

昭和八年六月

本彙報は曩に刊行せし彙報第八十五號及第九十二號「果實蠅の生育に及ぼす低溫の影響に關する研究」第一報及第二報の續報にして瓜實蠅の蛹、卵及幼蟲の發育速度、發育限界溫度及發育好適溫度等に就て實驗したる結果を錄載せるものなり。

昭和八年六月

臺灣總督府中央研究所農業部長
農學博士 大島金太郎

臺灣總督府
中央研究所　農業部彙報　第九十四號

果實蠅の生育に及ぼす低溫の影響に關する研究

第三報　瓜實蠅の蛹、卵及幼蟲の發育速度、發育限界溫度及發育好適溫度に就て

目　次

		頁
I	緒　　論	1
II	研究方法	2
III	實驗結果	2
IV	實驗結果の考察	12
V	要　　結	22

果實蠅の生育に及ぼす低溫の影響に關する研究

第三報　瓜實蠅の蛹、卵及幼蟲の發育速度、發育限界溫度及發育好適溫度に就て*

囑託　小　泉　清　明

I　緒　　論

臺灣又は他の熱帶亞熱帶地方にのみ棲息する蜜柑小實蠅 (Chaetodacus dorsalis Hendel) 及瓜實蠅 (Chaetodacus cucurbitae Coguillett) が日本內地の如き溫帶地方に棲息せざる理由を探究し、進みて將來之が分布の可能なるや否やを判定する爲に研究の第一着手として攝氏 12 度以下氷點下 12 度に至る恒低溫が瓜實蠅蛹及幼蟲の羽化作用に對する障害の量的研究は既に 2 回に亙りてその結果を彙報第八十五號及第九十二號を以て報告せり。

本彙報に於ては瓜實蠅が自然生活に於て經驗する種々の恒溫度に於ける蛹、卵及幼蟲の羽化及蛹化率、發育日數、發育速度及發育の齊否等を實驗して發育好適溫度に及ぶと共に日常經驗せざる異常なる高溫又は低溫に於ける發育狀態を檢して發育限界溫度を知り、是等に對して事實上及理論上より若干の考察を加へたる結果に就きて報告すべし。

玆に取扱ふ事項は從つて標題に示すが如き發育に及ぼす低溫の影響に直接的關係を有せざれども本研究の主旨解決に資する所大なるものあるを信じ便宜上同一標題の下に報告をなすこといせり。

---

* 熱帶農學會誌第五卷第二號別刷

II 研 究 方 法

本報告に於て取扱ひたる温度は總て恒常温度 (Constant temperature) なり。

發育日數又は發育速度は溫度の外濕度及光線の影響を被るものなれども蛹は總べて前報告に於けるが如 4% の割合に水分を含有せしめたる砂中に、卵及幼蟲は多汁質の胡瓜果肉中に收容して一定溫度を感受せしめたるもの故濕度は何れも過飽和濕度にして、試蟲は收容材料中に於て光線を感ずる事無きを以て兩條件の干渉は之を考慮する必要無し。

羽化又は蛹化率、發育日數、發育速度、發育限界及好適溫度等を決定する爲の實驗操作は單に種々なる恒溫に於ける一定數の供試蟲の蛹化又は羽化せる實數と之に要せる日數を知れば足る。卽ち蛹の場合には一定時間内（5 時間）に化蛹せし蛹を各溫度に就き 50 頭を直ちに目的恒溫庫に收容して羽化せし頭數と羽化に至る所要經過日數を調査せり。本昆蟲は成蟲に達すれば雌雄を鑑別する事容易なる故記錄は雌雄別としたれども、實驗に供したる蛹は性別判定困難なる故供試頭數中の實數は不明なり。最初の計畫に於ては幼蟲も孵化直後より恒溫飼育を行はん事を期せしも長さ 0.7 mm 直徑 0.1 mm 内外の小形圓筒形の純白半透明の卵より極めて短期間（夏 20 時間、冬 2 日内外）内に孵化する卵と略同大の純白透明の仔蟲を白色の瓜果肉中に取扱ふ事困難なりし爲幼蟲のみの發育調査は斷念し、産下直後の卵より幼蟲期を經て蛹に到達する迄の發育作用を取扱ひたり。供試卵の頭數を果肉より取出して調査する事は容易なるも卵體の乾燥、取扱中の負傷等の爲不孵化に終る事頗る多かりし爲卵數調査は中止したり。然し概算に依りて各溫度に就て 500 卵見當を供試するに努めたり。

III 實 驗 結 果

[I] 種々の溫度に於ける羽化數と蛹化數

甲、蛹

雌雄混合にて 50 頭の蛹化直後の蛹を種々の恒溫庫中に收容して羽化せし頭數を雌雄別に調査したる結果を表示すれば次の如し。

第　一　表

種々の温度に於ける瓜實蠅蛹の羽化數

供試頭數各温度に就き 50 頭（雌雄混合）

温度 °C	羽化數 雄	羽化數 雌	總羽化數	總羽化率 %
8	0	0	0	0
9	0	0	0	0
10	12	17	29	58
12	13	15	28	56
14	15	13	28	56
16	13	15	28	56
18	14	21	35	70
20	19	16	35	70
22	24	17	41	82
24	11	14	25	50
26	8	9	17	34
28	20	23	43	86
30	8	18	26	52
32	9	19	28	56
34	6	6	12	24
36	4	1	5	10
38	0	0	0	0
40	0	0	0	0

8°, 9° 及 38°, 40° に於ては成蟲に到達し得るもの皆無なり。是等の温度は發育限界温度として重要なる意義を有するものなれば何れも 3 回宛同一實驗を繰返したれども常に同一結果に終りたり。

10° より 32° に至る各温度に於ける羽化率は 26° に於ける 34% の如き例外を除けば何れも 55% 以上と見做し得。本温度範圍に於て更に良好なる羽化率を示す温度範圍は決定し難し。

34° 及 36° の高温に於ては羽化率の低減顯著なり。

以上の如く羽化率の多少より見れば蛹の發育に好都合なる温度は 10° より 32° に至る範圍にありと云ふを得べし。

乙、卵＋幼蟲

卵より幼蟲期を經て蛹に達する發育を爾後卵＋幼蟲の發育と稱ふる事とす。卵＋幼蟲

は供試卵の頭數を調査せざりし故、蛹化數の調査は蛹化率の良否判定に資する所少けれども大體の結果は判明すべし。次表にその蛹化數を示す。

第二表

種々の温度に於ける瓜實蠅卵＋幼蟲の蛹化數
供試頭數不明

温度 °C	蛹化數
8	0
9	0
10	0
12	202
14	771
16	214
18	138
20	151
22	194
24	229
26	390
28	201
30	173
32	486
34	96
36	0
38	0
40	0

12° より 32° 迄は何れの温度に於ても良好なる蛹化率を示す事明かなり。34° に於ては蛹化數極めて少し。卵＋幼蟲期に於て蛹期の結果と異なる事は後者が 9° 以下及 38° 以上に於て羽化不可能なりしに、この場合に於ては限界は、下は 10° 上は 36° にある事なり。この點も同一實驗を 3 回に亙りて繰返したる結果確定せる所なり。

[II] 種々の温度に於ける發育日數

茲に發育日數とは蛹の場合には蛹化直後の蛹が羽化に至る迄の日數を、卵＋幼蟲の場合には產下直後の卵が蛹化に至る迄の日數を指す。

甲、蛹

同一日、同一時刻に蛹化せる蛹の攝氏 8° より 2° 置きに 40° 迄(但 9° を加ふ)の温度に於ける羽化所要發育日數と個體數との關係を表示すれば次の如し。(第三表)

同一時刻に蛹化したる蛹も同一時間内に羽化する事なく個體に依りて發育に遲速ある事表に明かなり。發育の不齊は低温範圍に殊に顯著にして 10° の如きは羽化所要日數に 10 日間、12° にては 8 日間、14° にては 7 日間の如き大なる開きあり。この開きは温度の上昇と共に漸減して 22° 以上 34° 迄は何れも 2 日以内に羽化すべきものは全部羽化し 36° にありては 1 日中に全部の羽化を見る。

表に於て温度高き程發育日數短く低き程長き傾向明瞭なり。本表より發育日數の平均値(平均發育日數)を表示すれば第四表の如き結果を得。この場合の平均値は勿論加重算術平均 (Weighted arithmetic mean) とす。

平均値に據れば温度の上昇に因る發育日數短縮の傾向は一層顯著に知る事を得。例へば 10° にありては蛹化より羽化に至る迄に約 2 箇月を要するも 20° に於ては 12 日、30° に於ては僅に 6 日を以て蛹は成蟲に變化す。

次に全個體の發育日數の變異度とその極大及極小を知る爲に平均値に對する標準偏差と發育日數の最大及最小値を表示すれば第四表第四乃至第九縱欄に於けるが如き數値を得。

平均値の標準偏差は低温範圍に於て大、高温範圍に於て小なり。この結果は前述の如く低

第　三　表

種々の温度に於ける瓜實蠅蛹の所要羽化日數一覽表

供試頭數 50 頭（雌雄混合）

	羽化數																											
溫度	10		12		14		16		18		20		22		24		26		28		30		32		34		36	
發育日數	雄	雌	雄	雌	雄	雌	雄	雌	雄	雌	雄	雌	雄	雌	雄	雌	雄	雌	雄	雌	雄	雌	雄	雌	雄	雌	雄	雌
6																			5	11	6	11	2	4	1	2		
7																			15	12	2	7	7	15	5	4	4	1
8																	5	6										
9															8	11	3	3										
10													11	7	3	3												
11											1		13	10														
12									1	1	14	13																
13										3	4	3																
14									5	5																		
15									4	6																		
16									4	6																		
17							1	1																				
18								2																				
19								2																				
20							6	4																				
21							5	6																				
22					1		1																					
23					3	3																						
24					1	1																						
25					3	1																						
26					2	5																						
27					4	2																						
28					1																							
29						1																						
39			4	1																								
40			1	2																								
41			1	4																								
42			1	3																								
43			2	2																								
44				1																								
45			2	2																								
46			1																									
47			1																									
61	1	1																										
62	4	3																										
63	2	4																										
64		2																										
65	3	3																										
66	1	1																										
67																												
68																												
69	1	1																										
70		1																										
71		1																										

温範圍に於ては發育不同、高温範圍に於て發育齊一なる事實を示すに外ならざるものなり。

第　四　表

種々の温度に於ける瓜實蠅蛹の發育日數

温度 °C	平均發育日數		標準偏差		最大發育日數		最小發育日數	
	雄	雌	雄	雌	雄	雌	雄	雌
8	—	—	—	—	—	—	—	—
9	—	—	—	—	—	—	—	—
10	63.75	64.59	1.17	1.70	69	71	61	61
12	42.30	41.93	1.20	0.70	47	45	39	39
14	25.20	25.46	0.53	0.37	28	29	22	23
16	20.30	19.80	0.22	0.21	22	21	17	17
18	14.71	14.61	0.15	0.18	16	16	12	12
20	12.15	12.18	0.29	0.12	13	13	11	12
22	10.54	10.58	0.16	0.19	11	11	10	10
24	9.27	9.22	0.20	0.15	10	10	9	9
26	8.37	8.33	0.25	0.28	9	9	8	8
28	6.75	6.52	0.31	0.01	7	7	6	6
30	6.25	6.38	0.11	0.25	7	7	6	6
32	6.77	6.78	0.53	0.16	7	7	6	6
34	6.83	6.67	0.3	0.27	7	7	6	6
36	7.00	7.00	0	0	7	7	7	7
38	—	—	—	—	—	—	—	—
40	—	—	—	—	—	—	—	—

乙、卵＋幼蟲

卵が幼蟲期を經て蛹に發育するに要する日數、平均發育日數、その標準偏差、最大及最小發育日數等を表示すれば次の2表に於けるが如し(第五表及第六表)。

卵＋幼蟲の場合に於ても發育日數及發育齊否の温度に對する關係は全く蛹の場合と同樣なり。發育日數短縮の一例を摘載すれば12°に於ては蛹化所要日數22日なるも22°にては7日、32°にては4日の短期間を示す。發育齊否の事實は12°にては蛹化日數の開き實に17日、14°にては10日、16°にては9日の長期に亙るも30°以上の高温にては何れも3–4日間內に蛹化すべきものは全部蛹化し終る。

丙、卵→成蟲

產下直後の卵が幼蟲、蛹期を經て成蟲に到達する發育を爾後卵→成蟲の發育と稱する事とす。次にこの場合の發育日數を表示す。但此日數の算出は卵＋幼蟲の發育日數に蛹期雌雄の發育日數の平均値を加算したるものなり。

第五表

種々の温度に於ける瓜實蠅(卵十幼蟲)の所要蛹化日數一覽表

供試頭數不明

	蛹					化				數		
溫度 / 發育日數	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	32	34
3											44	17
4							11	8	17	141	434	60
5							48	324	116	32	8	13
6						18	117	58	61			6
7					63	166	44		7			
8					59	10	9					
9					29							
10				3								
11				6								
12				77								
13			1	43								
14			5	6								
15			6	3								
16			26									
17	1		64									
18	7		63									
19	17		30									
20	16	1	12									
21	29	5	5									
22	58	87	2									
23	31	515										
24	11	112										
25	12	34										
26	3	9										
27	6	4										
28	4	2										
29	2	1										
30		1										
31	1											
32	3											
33												
34	1											

第六表

種々の温度に於ける(卵+幼蟲)の發育日數

溫度 °C	平均發育日數	標準偏差	最大發育日數	最小發育日數
8	—	—	—	—
9	—	—	—	—
10	—	—	—	—
12	22.42	1.51	34	17
14	23.19	0.34	30	20
16	17.61	0.25	22	13
18	12.37	0.32	15	10
20	7.78	0.47	9	7
22	7.00	0.20	8	6
24	6.00	0.23	8	4
26	5.39	0.11	6	4
28	5.28	0.69	7	4
30	4.18	0.37	5	4
32	3.93	0.88	5	3
34	4.09	0.35	6	3
36	—	—	—	—
38	—	—	—	—
40	—	—	—	—

第七表

種々の溫度に於ける卵より成蟲に至る所要發育日數

溫度 °C	平均發育日數
8	—
9	—
10	—
12	64.54
14	48.52
16	37.66
18	27.03
20	19.95
22	17.56
24	15.25
26	13.74
28	13.27
30	10.49
32	10.70
34	10.84
36	—
38	—
40	—

瓜實蠅が卵より成蟲に發育するに要する日數が溫度の高低に因りて著しく異なる事はこの表に據り明瞭にして、30° 以上の高溫に於ては 10 日以內、20°–30° の間にては 10–20 日、20° 以下に於ては 20–26 日に及ぶ。本昆蟲の一世代は成蟲に到達して約 1 箇月の後產卵する時に終るものなれば單に卵→成蟲を以て一世代と爲す事を得ざれども少くもこの成績に據りて夏期の如き高溫期には發生回數多く、冬期の如きは極めて少き事を推知し得るものなり。

[III] 種々の溫度に於ける發育速度

發育速度とは單位時間內に起る生物の發育の割合を云ふものにして通常生物の一生中に於ける最後の時期又は一生中のある發育期に到達するに要する時間卽ち發育時間の逆數値を以て代表す。故に嚴格には比較發育速度 (Relative velocity of development) と云ふを至當とす。本報告に於ては總て發育日數を 100 なる數にて除したる不名數を以て比較發育速度とせり。

甲、蛹

第四表に於ける蛹の發育日數の平均、最大及最小値よりその平均、最大及最小比較發育速度を算出すれば次表の如し。但最大比較速度は最小日數の、又最小比較速度は最大日數の逆數

値なり(この關係は卵+幼蟲の場合も同様なり)。

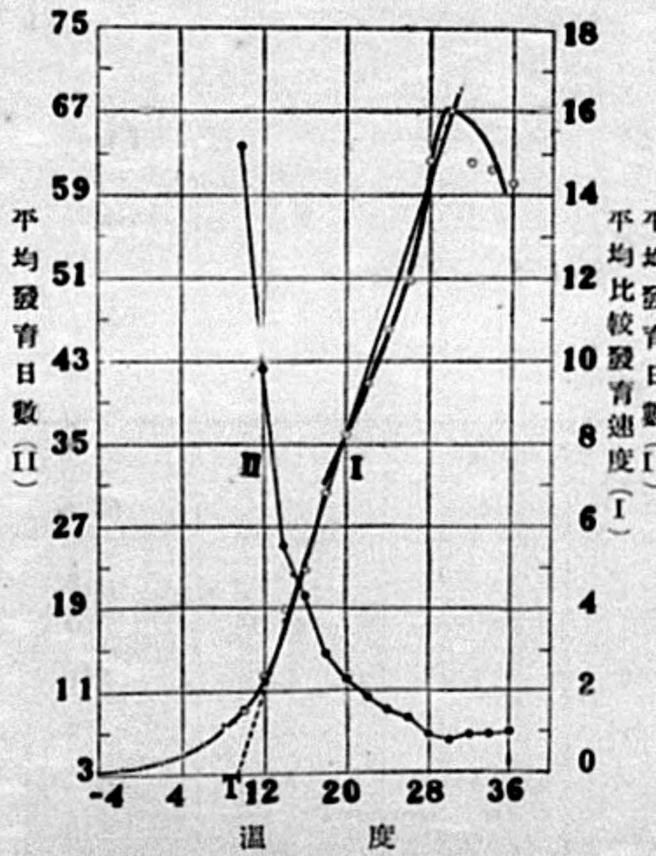
第　八　表

種々の溫度に於ける瓜實蠅蛹の比較發育速度

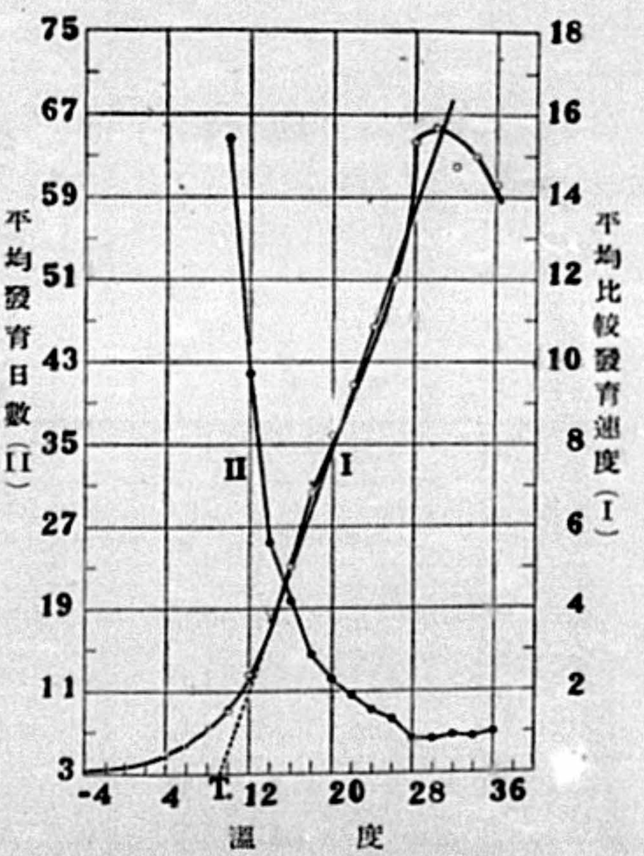
溫度 °C	平均比較發育速度		最大比較發育速度		最小比較發育速度	
	雄	雌	雄	雌	雄	雌
8	0	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0
10	1.57	1.55	1.64	1.64	1.44	1.41
12	2.39	2.39	2.56	2.56	2.13	2.22
14	3.97	3.93	4.55	4.35	3.57	3.45
16	4.93	5.05	5.88	5.88	4.55	4.76
18	6.80	6.85	8.33	8.33	6.25	6.25
20	8.23	8.21	9.09	8.33	7.69	7.69
22	9.49	9.45	10.00	10.00	9.09	9.09
24	10.78	10.85	11.11	11.11	10.00	10.00
26	11.94	12.00	12.50	12.50	11.11	11.11
28	14.82	15.34	16.67	16.67	14.29	14.29
30	16.00	15.67	16.67	16.67	14.29	14.29
32	14.77	14.75	16.67	16.67	14.29	14.29
34	14.64	14.99	16.67	16.67	14.29	14.29
36	14.29	14.29	14.29	14.29	14.29	14.29
38	0	0	0	0	0	0
40	0	0	0	0	0	0

平均比較發育速度は最大及最小速度と共に高温に於て低温よりも大なり。雌雄共 20° の場合は 10° の約 5 倍、30° は 20° の約 2 倍の速度を以て發育す。次の 4 圖の曲線に據りて是等の關係は一層明瞭に把握せらる。

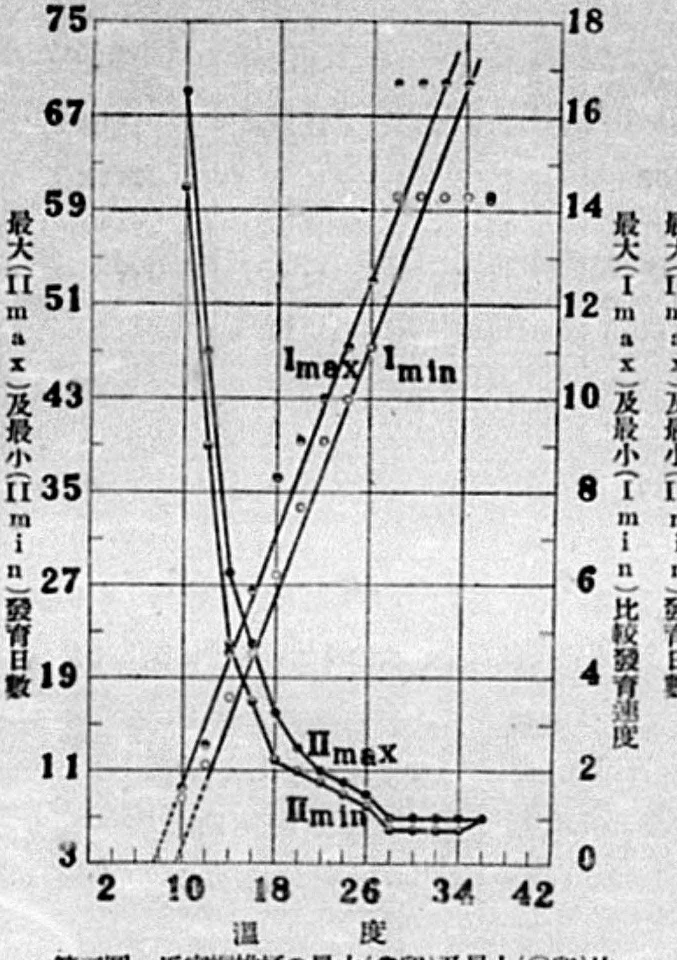
第一圖は雄蛹、第二圖は雌蛹の平均比較發育速度（曲線 I）を平均發育日數（曲線 II）と共に圖示したるものにして、第三圖は雄蛹の、第四圖は雌蛹の最大比較發育速度(曲線 I Max.)と最小比較發育速度（曲線 I Min.）を最小發育日數（曲線 II Min.）及最大發育日數（曲線 II Max.）と共に圖示したるものなり。



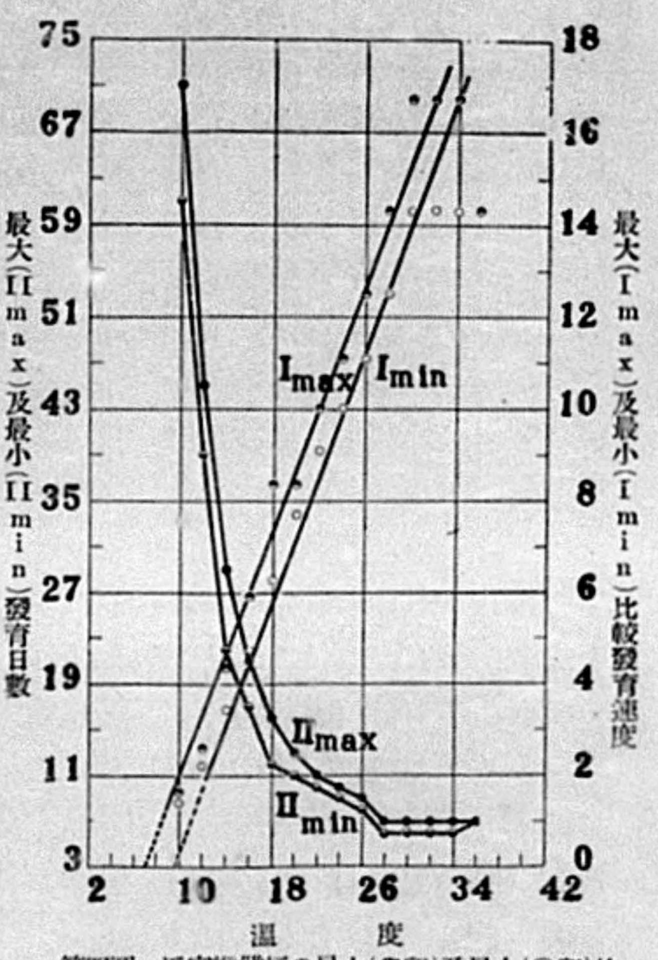
第一圖　瓜實蠅雄蛹の平均比較發育速度（○印）と平均發育日數（●印）×印は Arrhenius 式に據る理論値を示す。



第二圖　瓜實蠅雌蛹の平均比較發育速度(○印)と平均發育日數(●印)×印は Arrhenius 式に據る理論値を示す。



第三圖　瓜實蠅雄蛹の最大(◓印)及最小(○印)比較發育速度と最大(●印)及最小(◒印)發育日數。



第四圖　瓜實蠅雌蛹の最大(◓印)及最小(○印)比較發育速度と最大(●印)及最小(◒印)發育日數。

是等の諸曲線の形及意義に關しては次章に詳論す。

乙、卵＋幼蟲

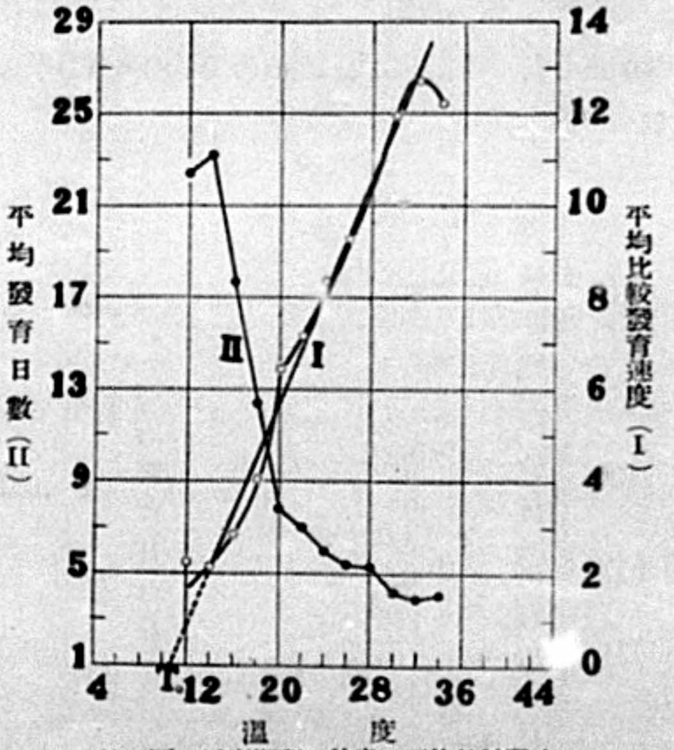
第九表は第六表に示したる卵＋幼蟲の發育日數値より算出したる發育速度の平均、最大及最小値なり。

第九表

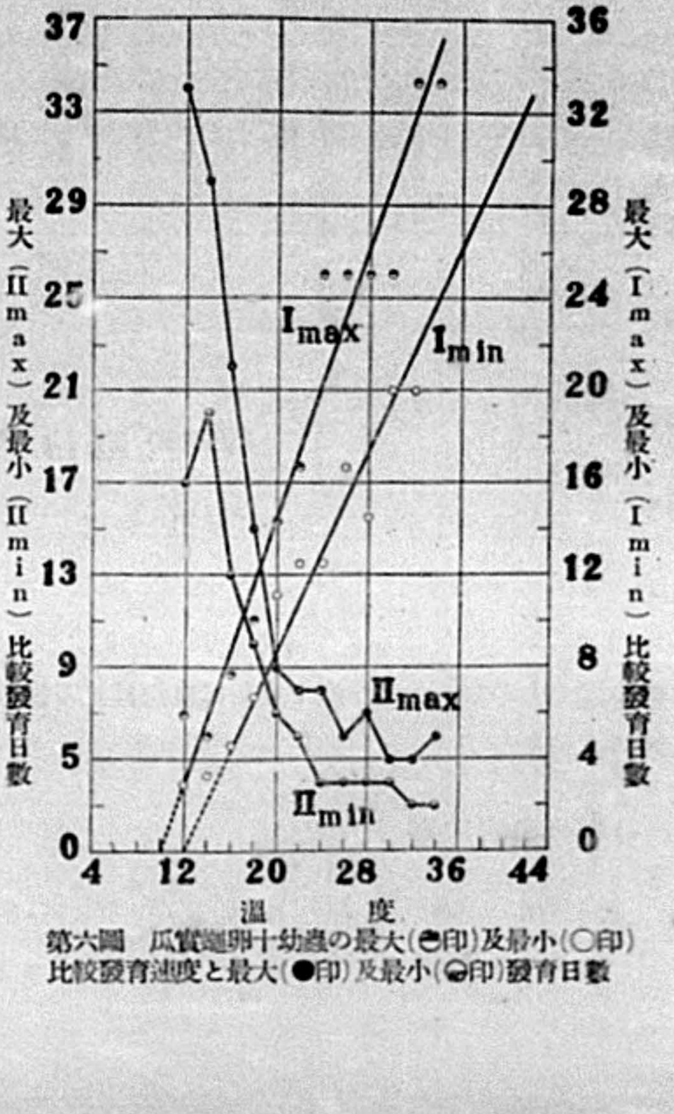
種々の温度に於ける（卵＋幼蟲）の比較發育速度

温度 °C	平均比較發育速度	最大比較發育速度	最小比較發育速度
8	0	0	0
9	0	0	0
10	0	0	0
12	4.46	5.88	2.94
14	4.32	5.00	3.33
16	5.68	7.69	4.55
18	8.08	10.00	6.67
20	12.85	14.29	11.11
22	14.28	16.67	12.50
24	16.67	25.00	12.50
26	18.55	25.00	16.67
28	18.94	25.00	14.29
30	23.92	25.00	20.00
32	25.44	33.33	20.00
34	24.45	33.33	16.67
36	0	0	0
38	0	0	0
40	0	0	0

蛹と同様是等の數値を圖示すれば次の如し。



第五圖　瓜實蠅卵＋幼蟲の平均比較發育速度（○印）と平均發育日數（●印）



第六圖　瓜實蠅卵十幼蟲の最大（◓印）及最小（○印）比較發育速度と最大（●印）及小最小（◒印）發育日數

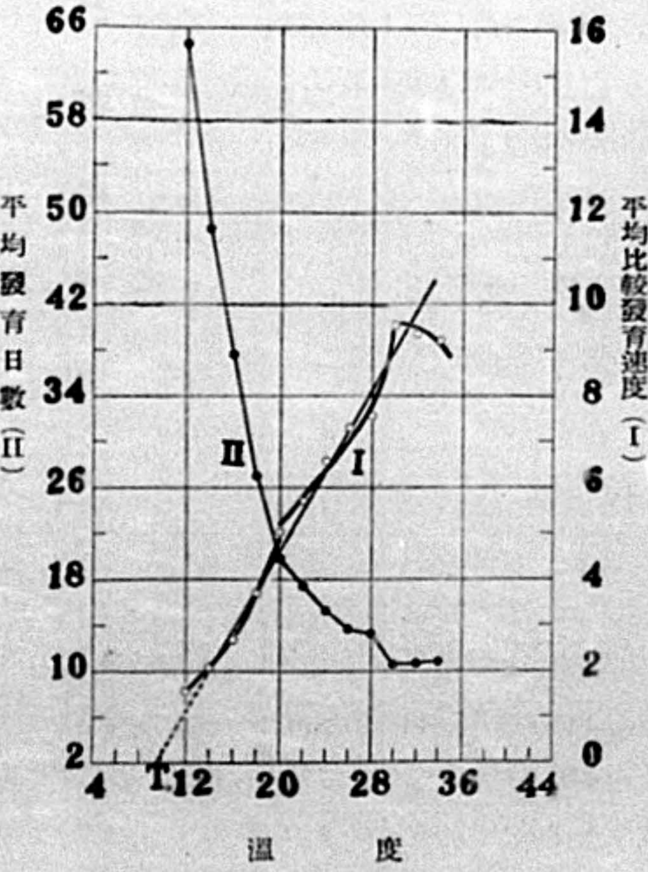
丙、 卵→成蟲

第七表の卵より成蟲に至る所要平均發育日數より算出したる發育速度の値を次に表及圖に依りて示す。

第十表

種々の温度に於ける瓜實蠅の卵より成蟲に至る比較發育速度

温度 ℃	平均比較發育速度
8	0
9	0
10	0
12	1.55
14	2.06
16	2.66
18	3.70
20	5.01
22	5.69
24	6.56
26	7.29
28	7.54
30	9.53
32	9.35
34	9.22
36	0
38	0
40	0



第七圖 瓜實蠅卵→成蟲の平均比較發育速度(○印)と平均發育日數(●印)

IV 實驗結果の考察

生物の種々なる作用に對して恒温と變温 (Varying temperature) の影響は必ずしも同一に非ず。故に同一温度と云ふも常に一定なる温度と常に變化しつゝある温度の平均値との影響は常に同一に論じ得べからざる場合あり。以下論究する所の考察は全く恒温に於ける實驗結果に基礎を置くものなる故之を以て直ちに自然に見る變温の關係を律し得るものに非ざる事を念頭に置く必要あり。

[I] 發育速度

生命現象の温度に對する函數的關係に就ては從來の學說に種々あり、對照とせる現象の種類、取扱へる温度範圍に依りて必ずしも同一ならずして之を統一する事困難なり。是等の關係

に就ては余は既に「函數生物學」上に於て概略を論述せり。

冷血動物の發育と温度との函數關係に關する學說は大體に於て之を次の2說に統一せしめ得。

1. 發育速度は温度の指數函數(Exponential function)なりとする學說にして、例へば van't Hoff, Arrhenius Krafka ('21), Crozier, ('26), Janisch ('27) 等の唱ふる所にして各人の提出せる實驗式、その適用温度範圍及學說の論據に多少の相異あるも、指數函數說に於て一致す。是等の中代表的實驗式は van't Hoff 及 Arrhenius の提出せるものなり。

2. 之に反して第二說は發育速度は温度の變化に對して一定温度範圍内に於て直線函數(Linear function)を爲すとする說にして之を專ら唱導する人に Sanderson ('10), Krough ('14), Peairs ('14), Blunck ('23), 春川 ('25, '29, '31), Shelford ('27, '29), Ludwig ('28) 等の諸氏あり。是等の中代表說を Krough の直線說と云ふ。

次に筆者の成績に對して是等諸說の適否を考へん。

甲、直線說

發育速度温度直線說が瓜實蠅の場合にも一定温度範圍内に於て適合する事は前揭諸圖に明なり。卽ち蛹に於ては兩性共 16° より 30° 迄、卵+幼蟲に於ては 14° より 32° 迄、卵より成蟲に至る發育に於ては 14° より 30° 迄に於て大體の合致を見る。

直線說は元來積算温度の法則に密接なる關係を有するものにして、之に據れば生物が一定の發育現象を完了するに要する熱エネルギーの量は一定なりと云ふ。從て一定の發育を完了するに要する時間と温度の相乘積は一定なり。

今第一、第二、第五、第七の諸圖に示したる平均發育速度の曲線を數學式を以て表現すれば

$$V = aT + V_0 \qquad \cdots\cdots 1$$

となる。V は任意の温度に於ける發育速度、T は温度(攝氏)、a 及 V_0 は恒數にして前者は温度係數、後者は T=O なる時の發育速度の假設的値なり。今圖形算に依りて上式の恒數 a 及 V_0 を求むれば次表の如し。

第十一表

平均發育速度直線に於ける諸恒數の値

發育期＼恒數	a	V_0	T_0
雄　蛹	0.78	−7.3	9.42
雌　蛹	0.73	−6.6	9.10
卵＋幼蟲	1.20	−12.6	10.50
卵→成蟲	0.44	−4.1	9.36

式 (1) は次の如く變形し得

$$\frac{100}{V} = \frac{100}{aT + V_0} \qquad \cdots\cdots 2$$

今發育日數を D にて表せば

$$D = \frac{100}{V}$$

なる故

$$D=\frac{100}{aT+V}\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots 3$$

となる。之より次式を得。

$$D(aT+V_0)=100\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots 4$$

上式は雙曲線の式にして T=0 なる時 V が零となる場合は

$$D(aT)=100$$

となりて之より

$$DT=\frac{100}{a}\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots 5$$

なる理想等邊雙曲線 (Equilateral hyperbola) を得。卽ち式 (5) は發育日數と溫度との相乘積は $\frac{100}{a}$ なる一定數となる事を示すものにして、此數を積算溫度 (Temperature constant, Temp. Summation. Accumulated temp.) と稱ふ。

然るに實際に於ては發育の停止する限界溫度は 0° より高き溫度なり。この爲に發育日數 0° を基點とする溫度の相乘は無意義にして現在は之に對して有效溫度積算 (Summation of effective temperature) を一般に使用す。卽ち

$$D(T-T_0)=K\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots 6$$

D は發育日數、T は溫度、T_0 は速度直線が圖表の V=0 なる水平軸に交叉する點の溫度の値、K は有效積算溫度なり。

式 (1) と (6) との關係より K は

$$K=\frac{100(T-T_0)}{aT+V_0}\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots 7$$

となる。上掲 2 種の式に於て T_0 は V=0 なる時の T の値卽ち

$$aT+V_0=0\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots 8$$

と置きたる場合の T の値なり。今式 (8) より T_0 を求むれば第十一表に於けるが如き値を生ず。T_0 の意義に關しては次章に詳述す。

今是等の T_0 の値を基として有效積算溫度を算出すれば次の如し。

第十二表

有效積算溫度數

溫度 °C	有效積算溫度數 (K)			
	雄　蛹	雌　蛹	卵＋幼蟲	卵→成蟲
10	37.0	58.1		
12	109.1	121.6	33.6	170.4
14	115.4	124.8	81.2	225.1

温 度 °C	有効積算温度数 (K)			
	雄蛹	雌蛹	卵＋幼虫	卵→成虫
16	133.6	136.6	96.9	250.1
18	126.2	130.0	92.8	233.5
20	128.5	132.8	73.9	212.3
22	132.6	136.5	80.5	222.0
24	135.4	137.4	81.0	223.3
26	138.8	140.8	83.5	228.6
28	125.4	123.2	92.4	247.4
30	128.6	133.3	81.5	216.5
32	152.9	155.3	84.5	242.2
34	167.9	166.1	96.1	267.1
36	186.1	188.3		

この表より有效温度の積算は一定の温度範圍内に於てのみ一定なる事を知る。

今この範圍と範圍内に於ける積算温度の平均値を示せば次の如し。

第十三表

平均有效積算温度

發育期	温度範圍	平均有效積算温度
雄蛹	16—30	131.1
雌蛹	16—30	133.8
卵＋幼蟲	14—32	84.8
卵→成蟲	14—30	228.8

上記の範圍外の低温に於ける積算數の値は小さく、高温に於ては大なる傾向あり。之は低温範圍に於ては發育日數が正常範圍より比較的に短く(反對に云へば發育速度比較的大)、高温範圍に於ては比較的に長き事(發育速度は比較的小)を意味するものにして積算温度一定說はこれらの温度範圍には適用されず、從つて KROUGH の發育速度直線說は單に限られたる温度範圍内に於てのみ眞なりと云ふ事を得。

乙、VAN'T HOFF の法則

温度 10° の上昇毎に生命現象の速度が 2 乃至 3 倍に增加すると云ふ VAN'T HOFF の法則の適否を考ふる爲に次式に依りて温度係數 Q_{10} を算出して表示す(第十四表)。

$$Q_{10}=\left(\frac{K_1}{K_0}\right)^{\frac{10}{T_1-T_0}}$$

表に示すが如く温度 10° の增加に伴ふ發育速度の增加に對する係數 Q_{10} の値は全温度範圍に於て決して一樣ならずして大體に於て次の如き變化を示す。

低温範圍に於ける Q_{10} の値は著しく大きく大約 5 以上の數を示す。之より稍上昇したる温度範圍に於ては Q_{10} は典型的なる 2 乃至 3 の値を示せども次に 2 以下に落ち 28°–30° の範圍にては再び 3 内外の値に增大す。更に高温範圍に於てはこの値は遂に小數點以下に低下す。

第十四表

van't Hoff の溫度係數 Q_{10} の値

溫度 °C	Q_{10}			
	雄蛹	雌蛹	卵＋幼蟲	卵→成蟲
10	7.08	8.91		
12	14.13	11.22	0.98	3.98
14	2.81	3.55	3.55	3.55
16	5.01	50.1	6.31	5.62
18	2.82	2.24	10.00	4.47
20	1.91	2.24	1.78	2.00
22	1.78	2.00	2.51	2.00
24	1.78	1.59	1.78	1.59
26	3.16	3.16	1.01	1.26
28	1.41	1.26	3.16	3.16
30	0.71	0.71	1.26	0.98
32	0.98	1.01	0.98	0.98
34	1.00	0.79		
36				

是等の値の變化に依り低溫範圍に於ける速度の溫度變化に對應する增大は著しく大、次の溫度範圍に於ては普通、次に著しく小となるも再び增大し、高溫範圍に於ては速度增加は負の結果に變化する事を知る。

之に依りて見れば VAN'T HOFF の法則は全溫度範圍に亙りて一樣には適用せられざるものと云ふべく、本關係は他の多くの生命現象に見らるゝ狀態と同樣なり。

丙、ARRHENIUS 法則

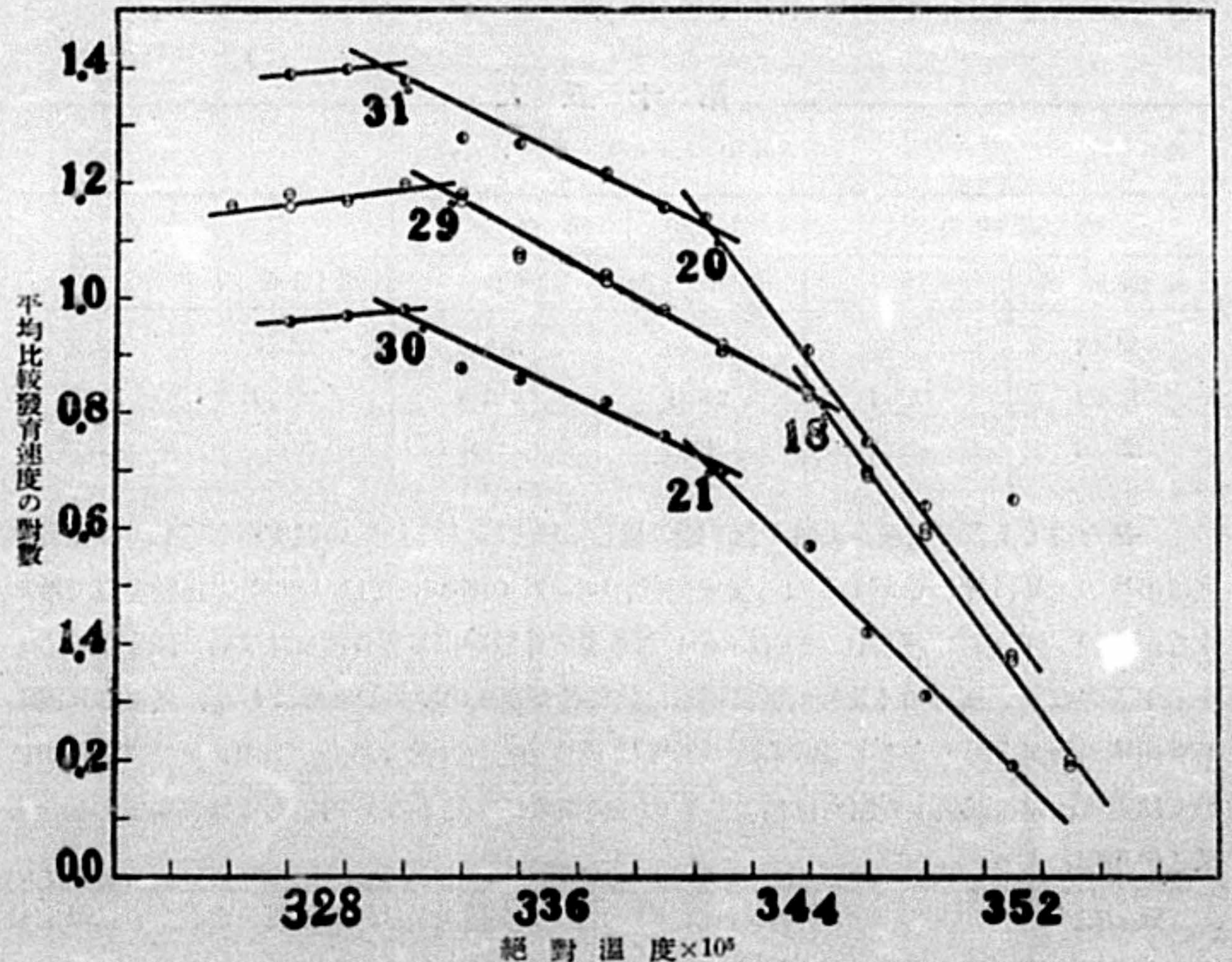
ARRHENIUS に據れば生命現象の速度 K は絕對溫度 T の指數函數にして次の如き關係を示すと。

$$K = e^{-\frac{\mu}{2} \cdot \frac{1}{T} + C} \quad \text{..9}$$

玆に e は自然對數の底、μ 及 C は恒數にして前者は溫度係數なり。(9) 式を對數式に改むれば

$$\log K \log_e 10 = -\frac{\mu}{2} \cdot \frac{1}{T} + C$$

となる。故に今直交座標の橫軸に絕對溫度をとり發育速度の對數を縱軸に圖示したる場合、得たる曲線が直線なる時は式 (9) は滿足せらる今筆者の成績に於て發育速度の平均値を以てこの關係を示せば第八圖に於けるが如き結果を得。



第八圖　瓜實蠅の卵＋幼蟲(◐印)蛹(雄○印、雌⊖印)及卵→成蟲(◑印)の平均發育速度に對して Arrhenius 式の適用さるる事を示す。

絕對溫度の變化に對して發育速度の對數曲線が全溫度範圍に亙りて直線を爲さゞる事上圖に明なり。從つてこの場合は單一なる係數 μ の値を以ては Arrhenius の法則は成立せず。然るに Crozier 及その學派の唱ふる所に據れば元來生命現象は多くの部分的反應の集合にして外面的に現象速度を與へるものは是等の部分反應の中最小なる速度を有する反應なり。之の支配又は制御反應 (Governing or Controling reaction) は溫度の相違に因りて常に同一のものに非ずしてある溫度範圍に於ては甲の反應がこの役目を果すも他の溫度範圍に於ては乙の反應が之に變る。從つて吾人が外部より認識する生命現象速度の溫度に對する變化は溫度範圍に因りて夫々異なるべきものなり。爲に溫度係數 μ の値は種々の溫度範圍に因りて全く別個の値を生ずべきものなりと。

この主張には反駁論もあれど又理論上多くの首肯すべき點あり。今この主張に聞きて溫度係數の値を

$$\mu = \frac{2(log K_2 - log K_1)}{0.4343\left(\frac{1}{T_1} - \frac{1}{T_2}\right)}$$

に依りて第八圖より算出すれば次の如き値を得。

第十五表

ARRHENIUS の温度係數 μ の値

蛹（雌雄共）		卵十幼蟲		卵 ―→ 成蟲	
温度範圍	μ	温度範圍	μ	温度範圍	μ
10-18	32657	12-20	31548	12-21	23050
18-29	13062	20-31	11220	21-30	11181
29-36	-2881	31-34	-1921	30-34	-2305

一例を以て上表の意義を説明すれば蛹の場合に於ては 10°-18° の温度範圍に於ては發育速度は温度の上昇に對して 32657 なる温度係數、18°-29° の範圍にては 13062 の係數を以て增加するが、29°-36° の高温範圍に於ては 2881 なる温度係數を以て發育速度は反對に減少するこを示すものなり。斯の如く比較的低温範圍に於て發育速度の增加が急激にして、之より高温卽ち普通室温範圍と認めらるゝ温度範圍に於ては速度の增加は餘り激しからず、更に高温範圍に於ては速度は逆に減退する傾向は他の多くの生命現象にも見らるゝ所にして發育現象の場合も又この範疇に入る。

斯の如く ARRHENIUS の法則に據れば KROUGH の直線說又は積算温度一定說が單に限定せられたる温度範圍にのみ適用せられて高温及低温範圍の偏位を規定し得ざる缺點をよく補足し得て發育速度と温度との關係は至つて明確に把握せらるゝものなり。

〔II〕 發育限界温度

前述の如く恒温飼育に於ては蛹は 8°, 9° の低温及 38°, 40° の高温に於ては各々 3 回の實驗の結果遂に羽化するものを發見せず、羽化能力を以て發育現象の象徵とすれば是等の恒温は蛹の發育を許さずと云ふ事を得。本研究の第一報に於ても筆者は 9° 以下の低温は完全に蛹の羽化能力を失墜せしむる事を報告せるが、本結果は今回の實驗に依つて一層確定的となれり。余は本研究を開始して以來本温度を重大視して一年中の各季節に於て通算 20 回以上にも亙りて蛹（蛹化第一日目）の羽化能力の存否を試驗せしが、結局 9° に於て羽化し得るものは 1 頭も無かりき。

卵が幼蟲期を經て蛹に到達し得る温度は 10° 乃至 34° の範圍にして 8°, 9° の低温及 36°, 38°, 40° の高温に於ては再三の實驗の結果確實に蛹化能力無き事を確めたり。先に第一報に於て幼蟲は 9° 乃至 10°（季節に因りて異なる）以下に於ては成蟲に到達し得ざる事を指摘せるが本結果は又今回の結果に一致す。

但玆に明かに斷るべき事は以上に述べたる結果は目的温度に對する急激感受試驗に因りて得たる結果にして是等の限界は漸次的感温實驗によつて昆蟲の異常温に對する適應性の爲變更を受くる事あるやも知れざる事なり。之に就ては他日實驗を俟ちて報告すべし。

以上の温度は通常發育限界温度 (Threshold of development) と稱ばるゝものなるが之を直ちに致死温度 (F al temperature) とする事は不可なり。是等の温度に於ては生理作用は極度に萎縮せるも完全に停止せるには非ずして單に發育を停止したる温度なるに過ぎず。從つて上記の限界温度を生理的停止點 (Physiological zero point) とするは當らず。所謂冬眠又は夏眠その他の不活動の狀態はこの範圍の温度に見らるゝものなり。

次に上述の限界温度は羽化又は蛹化作用を發育の象徴とせる場合の定義なるが、嚴密なる意義に於ける發育限界温度の決定は極めて困難なり。9° に於て蛹が羽化せずと云ふもこの温度が蛹の發育を許さずとは直ちに斷言する事を得ず。卽ち羽化を結果せずとは云へ、ある程度の發育は行はれ居るやも知れず。何となれば斯の如き低温又は高温にあつては極度に萎縮せる物質代謝の爲外部因子に對する蟲體の抵抗力減退に因り温度以外の有害條件の爲、羽化又は蛹化作用が妨害せらるゝものにして是等の干渉作用無くば明かに發育の事實を認め得るやも知れず。斯の如き温度の一次的作用のみに因る發育限界温度を理論的發育限界温度 (Theoretical threshold of development) と云ふ。

理論的發育限界温度の決定は生物の發育現象硏究上極めて重要なる意義を有するものなれども現在この決定は單に理論的推測に俟つのみにして實驗上より之を決定する事不可能に近し。

次に本硏究の目的に關係を有する理論的限界低温のみに就て考察せん。

往時行はれたる說に、發育速度は温度の變化に對して直線的增減を示すものなれば、本速度直線を下方に延長し速度零なる橫軸に交叉する點の温度を以て理論的發育限界温度と爲す說あり。卽ち式 (6)

$$D(T-T_0)=K$$

に於ける T_0 卽ち第一、第二、第五、第七圖等に見る T_0 を以て本温度とす。現在尙この說を信ずる人あるも之は理論上大なる誤謬なり。何となれば發育速度が直線を爲す範圍は單に限定せられたる温度間に過ぎず。之より低温範圍に於ては速度曲線は上方に偏位して豫期せるよりも比較的大なる速度を示す。故に事實に違ひたる方向に曲線を延長する事は誤にして T_0 を以て理論的發育限界低温度とする事は不可なり。T_0 の値は單に積算温度算出の基礎となるものに過ぎず。

VAN'T HOFF の曲線は單一なる係數の値 Q_{10} を以ては曲線は著しく彎曲してその下方延長は決して零なる値を有する橫軸に交らず。この爲に KRAFKA は Drosophila の發育速度に於て VAN'T HOFF 曲線の KROUGH 直線に對する偏差より VAN'T HOFF 曲線に補正を施し、之が零の橫軸に交叉する點をとりて限界温度と爲しをるも何等の生理學的根據を有せず。

次に考へらるるは Arrhenius の法式が低温範圍(高温範圍も)に於ける速度曲線の Krough 直線に對する偏位をよく說明し得る事實よりこの曲線を同式に依りて延長して限界を求めんとする方法なり。

次に一例として蛹の低温範圍 10°-18° の係數 32657 の値を以て 18° 以下 2° 置きに -4° 迄の温度に於ける速度の値を同式に依つて計算したるに次表の如き値を得たり。尙式に於ける恒數 C の値は 58.13 にして從つて實驗式は

$$K=e^{-\frac{32657}{2}\frac{1}{T}+58.13}$$

なり。尙この計算値を第一及第二圖に×印を以て示す。

第十六表

低温範圍に於ける蛹の平均發育速度實測値と Arrhenius 式に依る計算値

温度 °C	實測値 雄	實測値 雌	計算値 雌雄共通
18	6.80	6.85	7.09
16	4.93	5.05	5.11
14	3.97	3.93	3.69
12	2.36	2.39	2.26
10	1.57	1.55	1.62
8	0	0	1.18
6	0	0	0.72
4	0	0	0.44
2	0	0	0.27
0	0	0	0.19
-2	0	0	0.12
-4	0	0	0.07

Arrhenius 式に依る計算値が 18° 乃至 10° の範圍に於て好く實測値に一致する事は表及圖に明かなり。然るに本計算は 10° 以下に於ては漸減するも零とならず。卽ちこの曲線は零なる横軸に交叉する事なし。上表に於て -2° 又は -4° に於ては計算値は夫々 0.12 及 0.07 を示せり。然るにこの程度の温度は蛹又は幼蟲の體液の凝結點以下にあり(この點に就ては後報に於て詳述す)。體液凍結温度又は以下の温度に於ては發育の起らざる事疑を容れず。故に Arrhenius 曲線の延長も又事實と適合せざるものなり。

以上の外理論的發育零點を決定せんとする企てに種々あれども何れも發育速度曲線を實測外の温度範圍に迄延長して零位の横軸に交叉する點の温度を求めんとする方法なり。然れども斯の如き方法は何れも方法論上大なる誤なり。何となれば總て實驗式は實測値より求められるものにして實測範圍外の條件に於ける適用の可否は別に實驗を經ざれば決定すべきものに非ず。故に上記の直線又は指數函數曲線等を延長する事に依りて限界温度を推定せんとする事は結局誤なりとせざるべからず。

之を要する嚴密なる意味の發育限界温度の決定を上記の如き速度曲線より求めんとする事は不可能にして是等は單に一種の統計的値を與ふるものに過ぎず。この決定は別の實驗を經ざれば決定する事能はざるものなり。

然して本研究の目的は單に供試蟲の分布繁殖性を決定するにあるを以て斯の如き理論的限界温度を知る必要なく、羽化又は蛹化を限定する温度を求むれば充分なり。故に羽化又は蛹化を象徴とせる發育限界温度を實驗するに止めんとす。

〔III〕 發育好適温度

本研究に於て發育に好適する温度を決定する事はこの蠅の内地棲息性に對する判定に大なる參考條件を與ふるものと信ず。

前述の如く蛹は 10°-36° の温度範圍に於てのみ羽化能力を有す。然し羽化し得ると云ふもその率小さき場合は發育に好都合なる温度に非ず。この點よりすれば第一表により明かなる如く羽化率より見たる發育好適温度は 10°-32° の範圍なり。元來この昆蟲の生活力は既往數年の研究取扱に徴するに著しく弱く嚢に柴田氏 ('31) が證明したる如く發育に際して最良なる土壤濕度とせられたる 4% 水分含有の砂中 (100g の砂に 4cc の水) に於て普通温度の室に於ても供試の全數の羽化し得る事極めて稀にしてその 30-40% は必ず何等かの原因の爲に斃死す。從つて第一表に示す如く羽化率 80% に達する事稀なり。故に約半數の蛹が羽化し得る温度はこの蛹の發育に對して好都合なる温度と云はざるべからず。さすれば上述 10°-32° の範圍はこの温度範圍に相當するものなり。

從來冷血動物の發育し得る温度範圍を有效温度範圍 (Range of effective temperature) と稱び、この高温限界を臨界高温度又は最高有效温度 (Critical high temp. or Maximum effective temp.) 低温限界を臨界低温度又は最低有效温度 (Critical low temp. or Minimum effective temp.) と稱したり。兩限界を超えたる範圍の温度に於ては冷血動物は發育又は活動を中止して生理作用は極度に減退す。更に温度上昇又は低下すれば生理作用は全く停止して直ちに死に至る。この兩限界の温度は絶對最高又は最低温度 (Absolute maximum temp. or Absolute minimum temp.) と稱せらるるものなり。又有效温度内に於て更に所謂最適温度範圍 (Zone of optimal temp.) と稱して發育又は活動に好適せる (Favorable) 温度範圍を區別するものあり。

今是等の定義に從へば蛹の發育有效温度は 10°-36° にして最高有效温度は 36° 最低有效温度は 10° なり。絶對最高及最低温度は元來時間因子の干渉に依つて簡單に定義し能はざるものなれば茲には觸れず。次に羽化率の多少よりすれば所謂最適範圍は 10°-32° の範圍なり。

以上は單に羽化率の多少より見たる判斷なるが眞の好適温度の推定にはこの外に發育速度の値を吟味する必要あり。何となれば羽化率に良好なる成績を與ふる温度と雖も發育速度小なる温度は之を好適とは認め難ければなり。

從來一般に使用さるる語に最適温度 (Optimum temp.) なる語あり。之は現象速度の最大を示す温度を指定す。この語が單に表現の便宜に資するのみにして眞に現象の機制に適合せざる語なる事は既に Blackman ('05) 又は筆者自身 ('31) も指摘せる所なるが、假に從來の慣用に從

へば最適溫度は蛹の場合には兩性共 30° に在り。故に發育速度を考慮に入るゝ時は所謂最適溫度範圍內に更に最適溫度 30° を區別し得べし。故に Zone of optimal temp. なる語は實に漠然たる意味を有し、之に對して“最適”なる語を使用するは不適當の至りなり。この缺を補ふ爲に余は本報告には好適溫度 (Favorable temp.) なる語を使用せり。又近年米國の生態學者 Shelford ('27, 29) は發育速度曲線が溫度の變化に對して直線を爲す範圍卽ち積算溫度が一定なる溫度範圍は發育を正常に (Normally) 進行せしむべき溫度と爲し、この範圍に屬する溫度を Medial temperature（普通溫度－小泉假譯）と稱し居れり。この語も Favorable temp. と共に單に表現の便宜語なるも Optimum temp. 又は Zone of optimal temp. 等の語の缺點を避くるものなり。速度曲線が直線を爲す範圍內の溫度が大體に於て該動物が自然に於て生育しつゝある溫度に近似するものと解釋すればこの溫度範圍內に於ける發育は正常又は普通なりとし、速度曲線が偏位する溫度範圍は正常ならずと爲し得べし。今この定義に從へば普通溫度範圍は有效積算溫度表より明かなる如く蛹の場合は 16°–30° の範圍に在り。

以上の考察に依り蛹の發育に對する好適溫度は 16° 乃至 30° にありと推定し得。

次に卵が幼蟲期を經て蛹に達し得る溫度範圍は 12°–33° なり。この範圍は蛹の場合より 4° 狹し。前述の定義に從へば 12°–34° は有效溫度にして 34° は最高有效、12° は最低有效溫度なり。この中蛹化率は供試の卵數不明なる爲正確なる數字を擧け得ざれども大體の結果よりすれば 12°–32° を以て比較的多數の蛹化率を示す溫度範圍なりとする事を得。發育速度直線を加味したる好適度範圍は 14°–32° にして所謂最適溫度は 32° なり。

次に卵より成蟲に至る發育に對して以上の如き觀察を下すならば發育速度線が直線なる範圍は 14°–30° にあり、從つて所謂最適溫度は 30° にありと云ひ得べし。然し有效溫度範圍は卵、幼蟲及蛹の中最小なる有效値を持つ發育期に依つて制限せらるゝ故この場合は總て卵＋幼蟲の場合に一致す。何となれば蛹が可なり廣き溫度範圍に於て發育し得ると雖もその範圍內に於て卵又は幼蟲の發育が許容せられざれば蛹の發育現象は無き事となる故なり。斯くすれば卵より成蟲に至る有效發育溫度は 12°–34° にして從つて瓜實蠅の一生は 12° 以下又は 34° 以上の溫度に於ては完成せられずと云ふ事を得。

V 要　　結

攝氏 8° より 2° 置きに 40° 迄（但 8° を加ふ）の人爲的恒溫に於て瓜實蠅の發育現象と溫度との關係に就て實驗したる結果を摘要すれば次の如し。

1. 發育有效溫度範圍は（卵＋幼蟲）期は 12°–34°，蛹期は 10°–36°，（卵⟶成蟲）期は 12°–34° なり。

2. （卵＋幼蟲）は 10° 以下 36° 以上、蛹は 9° 以下 38° 以上の溫度に於ては何れも次の發育期に到達し得ず。

3. （卵＋幼蟲）の蛹化率良好なる溫度範圍は 12°–32°，蛹の羽化率良好なる溫度は 10°–32° の範圍なり。

4. 夫々の發育期を完了するに要する發育日數は溫度の上昇と共に短縮す。從つて發育速度は高溫に於て大にして低溫に於て小なり。

5. 發育速度の個體的變異は低溫範圍に著しく大にして高溫範圍は小なり。

6. 發育速度は（卵＋幼蟲）は 14°–32°，蛹は 16°–30°，（卵→成蟲）は 14°–30° の範圍に於て溫度の直線函數なり。從つて是等の溫度範圍に於ける發育日數は溫度の雙曲線函數にして有效溫度の積算數は一定なり。但是等の範圍外に在る低溫に於ては發育速度曲線は上方に、高溫に於ては下方に偏位す。

7. 發育速度は單一なる溫度係數の値を以ては指數函數曲線の法式を滿足せず。但 3 種の溫度係數を以てする時は Arrhenius の實驗式は全溫度範圍の速度增減を極めてよく說明するものなり。

8. 溫度の第一次的作用のみに因る理論的發育限界溫度は上記諸種の函數式より求むる事不可能なり。

9. 發育速度最大なる溫度を以て最適溫度と假定せば之は（卵＋幼蟲）期にありては 32° に蛹期にありては 30° にあり。

10. 羽化又は蛹化率の多少、發育速度の大小及發育の齊否等より本昆蟲の發育に好適せる溫度は卵及幼蟲は 14°–32°，蛹は 16°–30° にありと推定し得。

是等の發育有效溫度、發育限界溫度、發育好適溫度等の決定は本昆蟲の溫帶地に棲息せざる理由及將來の生存繁殖性可否の推定に資する所大なりと信ず。但是等の中發育有效溫度及發育限界溫度は將來漸次的感溫試驗に依りてその範圍を擴大する事あるやも知れず。

引用文獻

Blackman, F. F., Optima and limiting factors., Ann. Bot., 19, 281-295, 1905.

Blunck, H., Die Entwickelung des Dytiscus marginalis L. vom Ei bis zur Imago. 2 Teil, Die Metamorphose., Zs. Wiss. Zool., 121, 171-391, 1923.

Crozier, W. T., On curves of growth, especially in relation to temperature., Jour. Gen. Physiol., 3, 659-661, 1926.

春川忠吉、梨姬心食蟲に關する研究、大原農業研究所特別報告第三號、1925.

———., Relation of temperature to the growth of the oriental peach moth (1)., Ber. Ōhara Inst. Landw. Forsch., 4, 67-94, 1929.

———., B. Takato and S. Kumashiro., Studies on the rice-borer, Chilo simplex Butler, 11, Effect of constant temperature upon the development of the rice-borer., ibid. 5, 209-220, 1931.

Janisch, E., Das Exponentialgesetz als Grundlage einer vergleichenden Biologie., Abh. Theorie Org. Entw., 2, 1927.

小泉清明、昆蟲の凍死と耐寒性の生理、應用動物學雜誌第一卷、194-204, 1929.

———., 果實蠅の生育に及ぼす低溫の影響に關する研究第一報、瓜實蠅の蛹及幼蟲に對する低溫の致死作用に就て、臺灣總督府中央研究所農業部彙報第八十五號、1931.

———., 同上、第二報、瓜實蠅の蛹及幼蟲に對する氷點下低温の致死作用に就て、同上第九十二號（熱帶農學會誌第四卷第三號別刷）、1932.

———., 生物學に於ける制限因子とその函數的認識に就て、科學、第一卷、第九號、

KRAFKA, J. JR., The physiological zero: An explanation of the departure from the linear graph of the reaction rate values at the lower temperatues., Jour. Gen. Physiol., 3, 659-661, 1921.

KROUGH, A, On the rate of development and CO^2 production of Chrysalides of Tenebrio molitor at different te peratures., Zs. Allg. Physiol., 16, 178-190, 1914.

LUDWIG, D., The effects of temperature on the development of an insect (Popillia japonica Newman)., Physiol. Zool. 1, 358-385, 1928.

PEAIRS, C. M., The relation of temperature to insect development., Jour. Econ. Entom., 7, 174-179, 1914.

SANDERSON, E. D., The Relation of temperature to the growth of insects., ibid. 3, 113-138, 1910.

SHELFORD, V. E., An experimental investigation of the relations of the codling moth to weather and climate, Illinois Nat. Hist. Survey Bull., 16, 307-440, 1927.

———., Laboratory and field ecology, Baltimore, 1929.

柴田喜久雄、潜土棲昆蟲生態學的研究（一）、臺灣博物學會報、22, 50-65, 1931.

八木誠政、小泉清明、函數生物學、第二版、東京、1929.